

藤 原 勳*: トウオオバコと *Plantago major* L.
との間の雑種 F_1 および F_2

Isao FUJIWARA*: F_1 and F_2 hybrids between *Plantago japonica* Franch. et Sav. and *P. major* L.

トウオオバコ (*Plantago japonica* Franch. et Sav.** あるいは *P. major* var. *japonica* (Fr. et Sav.) O. Kuntze) $2n=12$ はオオバコ属 *Polyneuron* 節に属する本邦産***種の中でのほとんど唯一の基本数種である。本研究は *P. japonica* とこれと同じく *Polyneuron* 節に属する欧州産の基本数種 *P. major* L. $2n=12$ ——本種は現在では世界に広く分布し、最近¹⁾ 我国でも北海道の一部で見出された——との間の遺伝学的関係を明らかにする目的で行われたものである。

なお両種はその生育地の環境を異にし *P. japonica* は海岸に、*P. major* は内陸に広く分布する。また、その生育地の違いに関連してこれ等両種の間には耐塩性の明らかな差異が認められるがこの点に関しては別に報告する。

材 料 と 方 法

P. major には2亜種12品種¹⁾が知られており、また *P. japonica* においても産地により(佐渡島、能登半島、九十九里浜、三浦半島等6カ所から得られた植物が比較され、²⁾ 多少の形質の変化が認められた。ここではそれぞれの種に最も普通に見出される型として *P. major* subsp. *eumajor* var. *intermedia* Pilger (Marburg 産) と天神島(三半島)産の *P. japonica* とが選ばれた。

本研究に使用された *P. japonica* は天神島で1953年に採られた種子から、また *P. major* は1953年 Marburg 植物園から送られた種子からそれぞれ佐賀大学において発芽育成された株の子孫である。これ等の植物は2年間同一の圃場で育成された後、研究に用いられた。交配は1955年および1956年に7月から8月にかけて行われた。これ等の植物では花が小さく除雄に多くの労力を要するので通常多数の花につき交配を行うことが困難であるが筆者は次の如き交配の方法を用いて多数の雑種を得ることができた。すなわち、ここに用いられた両種はいずれも明瞭な雌蕊先熟の現象を示し、柱頭が外部に現れて後約2日を経って葯が現れ、裂開する。柱頭が現れまだ葯の裂開していない時期に受粉を行う。さらに目的の交配をさまたげる恐れのある花粉の混入を防ぐ目的

* 佐賀大学文理学部生物学教室 Biological Institute, Faculty of Liberal Arts, Saga Univ. Saga, Japan

** トウオオバコの学名は筆者の従来の論文にならってここでは便宜的に *P. japonica* を用いる。

*** 日本オオバコ属植物は6種13品種³⁾ 知られ、この中5種13品種が *Polyneuron* 節に属する。これ等の中倍数種³⁾ (品種) は染色体未調査の1種を除き3種12品種である。

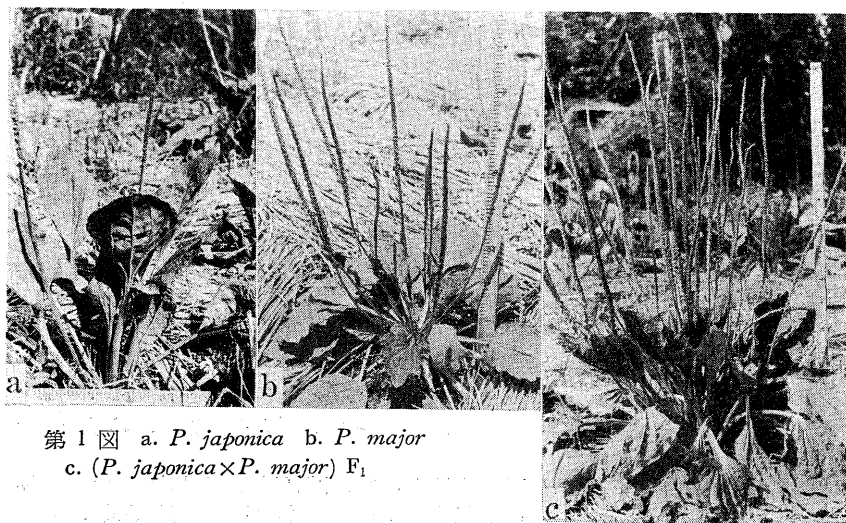
で、交配に用いる株では予め必要な1穂を残し他の穂は原則としてすべて取去った。残された1穂につく多数の花の中、比較的早く開花する基部近くの花および比較のおそく開花する先端近くの花はすべて取去り、ほとんど同時に開花する所の穂の中央部分の十数個の花が残された。交配には風の無い日が選ばれ、早朝に予め水でよく洗われた柱頭に希望の花粉を受粉した。以上の方法は簡単であるが成功率は非常に高い。

体細胞染色体並びに還元分裂における染色体の観察の方法は、筆者が従来のご報告で述べているものと同様である。

観 察 結 果

P. japonica ♀ × *P. major* ♂ およびその逆交雑が行われ、いずれの場合にも容易に多数の F_1 種子が得られた。上の交配でいずれの種を母としても得られた F_1 植物の間には生育および外部形態の上で目立った差異は認められない。ここでは(*P. japonica* ♀ × *P. major* ♂) F_1 およびその自家受粉によって得られた F_2 植物についてのべる。

A. F_1 植物: 上の交配の結果 967 種子が得られた。これ等の種子は 86 蒴果に生じたものであり、この場合は1蒴果当たり平均11種子を生じたこととなる。この種子数は母植物 *P. japonica* の場合(1蒴果当たり平均14種子)に比しやや少ないが、上の両植物間の交配は極めて容易であるといえる。 F_1 種子は両親種の種子に比してその大きさがやや不揃いであり発芽率も比較的低い。すなわち播種後2週間以内に967 F_1 種子の中 602 種子が発芽した(発芽率 62.6%)。発芽せる F_1 植物は生育力が強く、これ等の中約30個体を畝で育成した。成熟した F_1 植物の外部形態を両親種と比較して第1図および第1-4表



第1図 a. *P. japonica* b. *P. major*
c. (*P. japonica* × *P. major*) F_1

第1表 諸形質の比較

形 質	<i>japonica</i>	<i>major</i>	F _t
葉身の形	鋭頭～やや鋭頭 橢円状卵形	やや鈍頭, 広卵形	やや鋭頭, 広卵形
葉身の質	乾	草	中間型
葉柄の向う方向	直	伏	斜上
萼の形	橢円形	広橢円形	広橢円形
萼の縁辺の薄膜質	狭	広	広
苞の形	鋭頭三角形	やや鈍頭橢円形にして基部はにわかに広まる	鋭頭三角形

第2表 葉の長さの比較 (cm)

	0~9	10~19	20~29	30~39	40~49	50~59	60~69	70~79
<i>japonica</i>	0	0	0	12	17	1	0	0
<i>major</i>	1	8	32	7	0	0	0	0
F ₁	0	0	0	2	30	9	0	0
F ₂	13	37	70	43	2	0	0	0

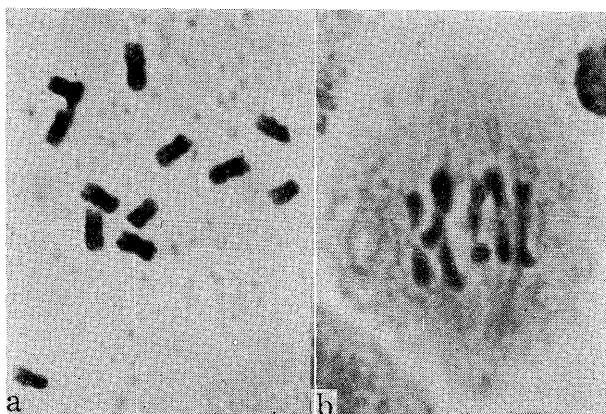
第3表 花軸の長さの比較 (cm)

	0~19	20~39	40~59	60~79	80~99	100~119	120~
<i>japonica</i>	0	0	9	25	3	0	0
<i>major</i>	1	12	23	0	0	0	0
F ₁	0	0	0	2	24	7	0
F ₂	10	40	49	27	6	0	0

第4表 葉身の形の比較 (葉身長に対する葉身巾の割合(%)で示す)

	30~39	40~49	50~59	60~69	70~79	80~89	90~99	100~
<i>japonica</i>	0	7	15	7	1	0	0	0
<i>major</i>	0	0	2	17	20	3	0	0
F ₁	0	0	0	14	22	5	0	0
F ₂	2	5	29	75	44	4	1	0

に示した。両親種 *P. japonica* と *P. major* の間には容易に認め得る形質の差がある。すなわち *P. japonica* は *P. major* に比して葉の大きさ、穂の長さ、穂軸の太さ、花冠筒部および裂片の長さ等の量的形質においてまさり、また、質的にも前の種では葉身、萼、苞の形が比較的巾狭く、鋭頭あるいはやや鋭頭であるが、後の種ではその丸味の程度が強くやや鈍頭の傾向がある。また、葉身の質が前の種では乾質紙質であるが後の種では草質であり、葉柄が前の種では直立、後の種では平臥する。F₁植物は上に述べた量的性質については両親種のいずれよりも優る（細胞の大きさ*はF₁では両親種の間である）。また、このF₁は上に述べた質的形質では葉身および萼の形の上で *P. major* に、苞の形は *P. japonica* に似る。葉身の質および葉柄の向う方向は両親種の間質を示し、全体的には両親種の間である。



第2図 (*P. japonica* × *P. major*) F₁ の染色体

a. 体細胞染色体, $2n=12$. (×2400)

b. 第一分裂中期, 6 II. (×2000)

染色体数はこのF₁植物では両親種のもつそれぞれの配偶子染色体数⁵⁾の和に等しく $2n=12$ (6+6)である(第2図a)。還元分裂に於ける染色体対合は正常で第一分裂中期に常に6 II が観察せられ一価染色体は認められない。6個の二価染色体の中通常2または3個まれに1個あるいは4個が末端キアズマを示した(第2図b)。中期

以降の染色体の行動も正常で種子稔性は極めてよい。たとえば自然に受粉した一つの穂につく570蒴果から8553種子を生じた。この場合一蒴果に平均15種子を生じたこととなりこれは両親種の一蒴果当りの種子数(*japonica* 平均14, *major* 平均13)より多い。

B. F₂植物: F₁植物の自家受粉により438 F₂種子が得られ、その中393種子が発芽した(発芽率89.7%)。これ等393 F₂植物は充分注意して育てられたにもかかわらずその半数に当る197個体は生育途中あるいは開花後年内に枯死し、残りの196個体は両親種と同様冬を越して翌年再び生長開花した。上に述べたF₂植物の中、年内に枯死するものは両親種に比して生育力が弱いと思われる。これ等の生育力の劣る197個体の間でその

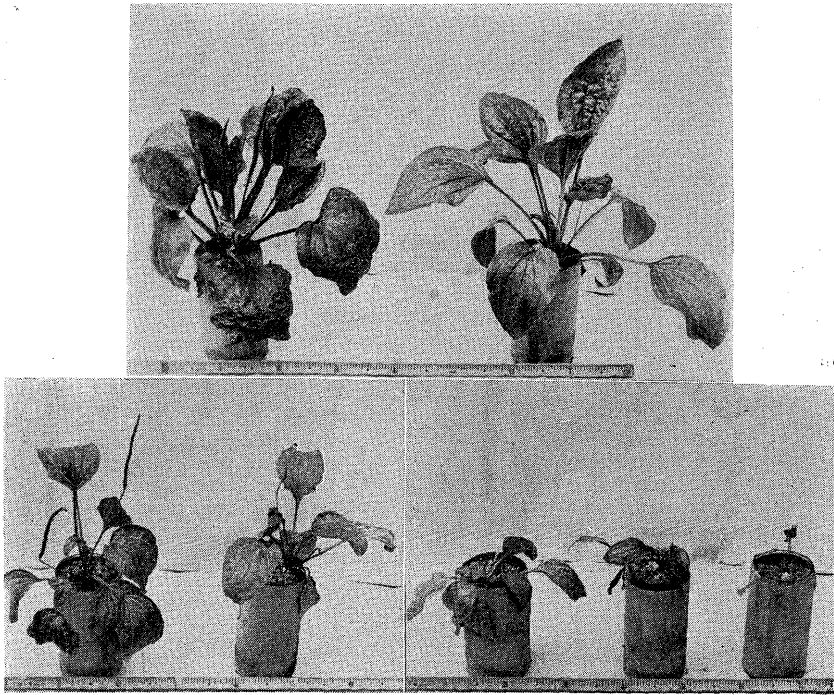
* 気孔孔辺細胞の長さ(μ): *japonica* 32.29 ± 0.29 > F₁ 30.58 ± 0.28 > *major* 29.04 ± 0.32

生育力の強さの程度は互に異なる。すなわち、これ等 197 個体中、19 個体は発芽後 1 カ月以内に、さらに 73 個体が 4 カ月以内に、その後 17 個体が 7 カ月目(開花期)までに枯死した。残りの 88 個体は開花し種子を生じたが 11 月下旬迄にすべて枯死した。發育の比較的初期(發芽後 4 カ月以内)に死滅する 92 個体は形態的に明らかな異常を示し(異常型と呼び)、これに対して發育の後半から開花後にかけて死滅する 105 個体では外觀はやや弱々しいがいちじるしい形態的異常は認められない。異常型においてその形態的異常の現れる時期、異常の種類、異常の程度はかならずしも個体の間で一致していない。發育の時期により、現れる異常の種類や程度を次に示す。a) 發芽後間もなく現れる異常性: 1) 幼根の發育が極めて悪く根端が褐変するもの。2) 胚軸並びに子葉が透明化し、これ等が細く軟弱であるもの。3) 葉緑素を欠き子葉が黄白色のもの等である。b) 發芽後 1~2 カ月頃に現れる異常性: 1) 尋常葉が展開せず胚軸の伸長の極めて悪いもの、2) 尋常葉を生ずるがそれが極めて小形で異常的に厚く狭長なもの。3) 葉の厚さが極めて薄く根の伸長が悪いもの等。c) 發芽後 3~4 カ月頃に現れる異常性: 1) 植物体が小さく正常個体の約 $1/3$ で、葉は簇生し、葉身が異常的に肥厚し、その形が狭長で線形~披針形であり、根の發達が悪いもの。2) 生育が極めておくれ小型で、かつ植物が軟弱なもの等である。

開花時期まで生存した 284 個体は圃場で育てられたものもまた、生育環境をできるだけ均一にする目的で特に水耕法により育てられた一部の個体においても(第 3 図)、同様に、個体相互間に生育力、外部形態、最初の開花時期等に関していちじるしい変異が認められた。 F_2 におけるこれ等の変異の幅は両親である *P. japonica* および *P. major* あるいは F_1 におけるそれぞれの変異の幅に比して大きい(第 2, 3, 4 表)。また、 F_2 の個体間に認められる形質の変化は漸次的である。すなわち、(生育力の変異についてはすでに述べた) 外部形態においては葉身の形、質、葉柄の向う方向、葉や穂の大きさ等のおもな形質について、 F_2 植物の大多数は *P. japonica* と *P. major* との間の種々なる程度の間中型を示し、まれに両親種よりさらに極端な形質を持つものが見出された。(生育程度のほぼ同じ 160 個体での観察によれば、2 個体は葉身が長楕円形で *P. japonica* におけるよりさらに狭長であり、他の 1 個体では円形に近く、*P. major* の場同よりさらに丸味を帯びていた)。両親種と全く同じ形質の組合わせを持つ個体は調べられた 284 個体中では見出されなかった。次に開花時期に関しては 284 F_2 植物の中、約 60% のものは両親種と同様 7 月初旬から下旬にかけて最初の花が咲くが、残り 25% のものではやや早くて 6 月中に、また 11% ではややおくれ 8 月中に、3% では 9 月初旬に、さらに残る 1% (3 個体) では 9 月初旬に未開花である。

F_2 植物の体細胞染色体数は調べられた限りでは(9 個体)、形態的に正常な個体もまた異常型も共に $2n=12$ であって染色体数の異常は認められなかった。また、還元分裂における染色体対合は、調べられた 5 個体に関する限りでは、いずれも第一分裂中期で

6 II が認められた。



第3図 (*P. japonica* × *P. major*) F_2 植物: こゝでは水耕法により育生した F_2 植物の一部を示した。これ等の F_2 植物においては圃場で育てられた場合と同様、個体間にいちじるしい生育力、外部形態その他の変異が認められる。

論議および結論

P. japonica と *P. major* とは染色体数が共に $2n=12$ で相等しく、染色体の大きさおよび一部の染色体の形の上に極めて僅かの差異が認められるが本質的には両種の核型は極めてよく似る⁹⁾。両種の間の雑種 F_1 は強壯で、還元分裂における染色体の対合および分離が正常であり、種子稔性もよい。 F_2 においてもその大多数の個体は健全でまた、観察範囲内では染色体の数や対合に異常が認められない。雑種が以上のような諸性質を示す場合、一般に、最初の両親植物は互に遺伝学的に近縁であると考えられるから、ここに調べられた *P. japonica* と *P. major* とは核学的に似ているのみでなく遺伝学的にも極めて近縁であると思われる。他方、これ等両種の間の雑種 F_2 においてその一部に生育力のいちじるしく劣った個体が現れる。かかる生育力の低下が雑種に現れることは最

初の両親である *P. japonica* と *P. major* との間に、ある程度の遺伝的分化が生じていることを示すと思われる。雑種 F_1 および F_2 の生育力および稔性の程度から両親種間の遺伝学的近縁さの程度を Clausen⁷⁾等に従って判断すればここに用いられた *P. japonica* と *P. major* とは同一の *coenospecies* に属する相異った *ecospecies* であると考えられる。

この F_2 植物の一部に見出される生育力の低下の原因について考えると、その原因が染色体の数の異常にもとづくものでないことは上に述べた細胞学的観察の結果からほぼ明らかである。他方、生育力の劣る個体中、一部のものでは明らかな形態的異常を示しかつ発育の初期に枯死する。かかる異常型は 393 F_2 植物(1個体の F_1 から得られた)の中92個体(23.4%)見出された。この異常型の示す分離比(正常型3.28:異常型1.00)、死滅の時期および状態、形態的性質などから考えて、これ等の異常型における致死性の発現は単性雑種の分離を示す遺伝的要素によって支配されている可能性が強い。これ等の致死個体はその分離比、死滅の時期その他の性質に関して、翁麦⁸⁾等で報告されている致死個体(これ等の例では一つの劣性致死因子をホモに持つ個体であると説明されている)とよく似ている。次に、生育力の劣る個体が上記の異常型のほかに形態的にはいちじるしい異常を示さない個体の中にもまた見出される。これ等の弱勢個体の中のあるものは夏期の乾燥に耐えずして発育途中で枯死し、さらに残りのものも秋の終りの低温のため枯死して冬を越すことができない。これ等の弱勢個体と健全で両親種と同じく冬期の不良条件に耐える多年性の F_2 個体との間には生育力の程度を異にした多くの個体が見出される。これ等の個体における生育力低下の原因は F_2 において分離した不平衡型の遺伝的構成を持つことによるのであろうが、おそらくこれ等の不平衡は少なくとも二つ以上の染色体に存在する比較的多数の因子の間に生じたものであるか、あるいは比較的数量少ない因子によって引き起こされたものであれば両親種の因子が F_2 で再結合されて後に代謝過程に何らかの異常を生じたものであろう。

引用文献

- 1) 藤原 勲: 科学 **27**: 524-525 (1957)
- 2) 原 寛: 日本種子植物集覧 **1** (1948)
- 3) 藤原 勲: 染色体 **22-24**: 830-835 (1955)
- 4) Pilger, R.: Das Pflanzenreich, IV 269 (1937)
- 5) 藤原 勲: 染色体 **25-26**: 889-893 (1955)
- 6) ———: 染色体 **27-28**: 962-968 (1956)
- 7) Clausen, J.: Stages in the Evolution of Plant Species, 108 (Cornell Univ. Press 1951)
- 8) Imai, Y.: Jap. Journ. Genet. **11**: 282-283 (1935)

Summary

In the cross between *Plantago japonica* Franch. et Sav. ($2n=12$), a littoral species growing in Japan, and *P. major* L. ($2n=12$), an European species, the F_1 hybrids were vigorous and fertile. In the F_2 generation, most of the plants were viable and fertile, and the rests were inviable. These inviable F_2 plants fall into two groups. The former group consists of the morphologically abnormal individuals and all of them die early in their development. The 23-4% (92 individuals) of all the F_2 plants (393 individuals) belong to this group. The inviability of these plants may be explained by the presence of the recessive lethal factors which show the monohybrid segregations. In the latter group, no clear morphological abnormalities are found except the decrease of the stoutness of plant body. There are found the gradient of the vigor between the more healthy plants and the inviable ones. In the latter group, the low viability of the plants may be caused by their unbalanced genotypes which are resulted from the recombinations of the two gene complements of the initial parents. It is clear, from the facts mentioned above, that there are some genetic differences between the two species, *P. japonica* and *P. major*, though these are closely related genetically. These species may be two different ecospecies, which are included in the same coenospecies.

○ ミゾコウジュの白花品 (川崎哲也) Tetsuya KAWASAKI: A white flowered form of *Salvia plebeia* R. Br.

昨年の6月、埼玉県北足立郡吹上町から、吉見村を経て東松山方面へ採集を試みたが、その際ミゾコウジュの白花品を見出したのでここに報告しておく。採集に行った時は、ちょうどミゾコウジュの満開の時期にあたって居り、広々とした廃田の中やみぞのへりなどに淡紫色の花を一面に咲かせていた。その中には株によって色の濃淡が見られたが、この白花のものは紅紫色系統の色素を全く持たない株で、花は純白、茎葉は緑色であった。

Salvia plebeia R. Br.

forma **leucantha** T. Kawasaki, f. nov.

Planta viridescens. Corolla candida.

Nom. Jap. Shirobana-mizokôju (nov.).

Hab. Yoshimi-mura, prov. Musashi (Leg. T. Kawasaki, Jun. 9, 1957—Typus in Herb. Univ. Tokyo).